Vestnik zoologii, **44**(1): 55–62, 2010

Что нужно муравью,
Когда он голоден?
Две жирных тли..
Булат Окуджава

УДК 565.752.2/595.796: 551,782.3(43/477)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТЛЕЙ РОДА *GERMARAPHIS* (HOMOPTERA, APHIDINEA) В ОБРАЗЦАХ РОВЕНСКОГО ЯНТАРЯ РАЗЛИЧНОГО ВЕСА И ИХ СИНИНКЛЮЗЫ С МУРАВЬЯМИ

Е. Э. Перковский

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: perkovsky@fromru.com, perkovsk@gmail.com

Получено 20 мая 2008
Принято 14 декабря 2009

Распределение тлей рода *Germaraphis* (Homoptera, Aphidinea) в образцах ровенского янтаря различного веса и их сининклюзы с муравьями. Перковский Е. Э. — Впервые обнаружены различия в распределении тлей *Germaraphis* в ровенских янтарях различного веса: в самых крупных кусках (более 6,5 г после первичной обработки) доля *Germaraphis* в 2 раза больше, чем в более мелких кусках; в самых крупных кусках тлей *Germaraphis* лишь в 1,5 раза меньше, чем рабочих муравьев, в остальных кусках — в 4,3 раза меньше. Полученные данные свидетельствуют, что организация симбиотических отношений тлей и муравьев в ровенском и балтийском янтарном лесу заметно различалась. В обоих случаях выделяются трофобиотические связи муравьев подсемейств Formicinae и Dolichoderinae, прежде всего соответствующих доминантов *Lasius schiefferdeckeri* и *Ctenobethylus goepperti*, с длиннохоботными тлями рода *Germaraphis*. При этом в ровенском янтаре *C. goepperti* обычно ассоциирует с *G. dryoides* в верхней части дерева или по всей его высоте, а *L. schiefferdeckeri* — с тремя другими видами *Germaraphis* преимущественно внизу, на стволе и, возможно, на толстых ветвях. В балтийском янтаре прослеживается ассоциация обоих доминирующих видов муравьев с единственным доминантом среди тлей *G. dryoides*.

Ключевые слова: сининклюз, Aphidinea, Formicidae, эоцен, янтарь, Украина.

Participation of Germaraphis Aphids (Homoptera, Aphidinea) in Weight Fractions of the Rovno Amber and their Syninclusions with Ants. Perkovsky E. E. — The percentage composition of the aphid genus *Germaraphis* in the Rovno amber samples of three weight ranges ($\leq$ 1.5g, > 1.5 < 6.5g, and $\geq$ 6.5g after primary treatment) is described for the first time. In the biggest pieces the share of genus *Germaraphis* was 2 times more than in smaller pieces (< 10 g or < 6.5 g after primary threatment) and only 1,5 times less than that of the worker ants there. In the smaller pieces the share was 4,3 times less than that of the worker ants. Our data reveal that symbiotic relationships of the dominant formicine ant *Lasius schiefferdeckeri* and dominant dolichoderine ant *Ctenobethylus goepperti* with the long-beaked aphids were intensive in the both Rovno and Baltic amber forests. However, they were organized differently there. Particularly, in the Rovno amber, *Ctenobethylus* was usually associated with *G. dryoides* above lower part of trunk (or possibly along the whole tree trunk), while *L. schiefferdeckeri* was associated with other three species of Germaraphis mostly on the lower part of the tree trunk (possibly also on its thick branches). In the Baltic amber, the only association recorded is between *G. dryoides* and each of the above ant dominant species.

Key words: syninclusion, Aphidinea, Formicidae, Eocene, amber, Ukraine.

Данная работа является продолжением исследований распределения включений в ровенском янтаре в отдельностях различного веса (Perkovsky, 2009).

По сведениям, полученным от А. П. Власкина (Институт зоологии НАН Украины им. И. И. Шмальгаузена, Киев), при первоначальной обработке на заводе в Ровно янтарь теряет

около трети исходного веса. Вес янтаря (нетто) определяли до обрезки и дальнейшей обработки, сразу после закупки на заводе. Янтари с включениями муравьев и тлей были разделены на три части: самые мелкие (нетто не более 1,5 г.), самые крупные (не менее 6,5 г.), и все остальные. Все муравьи были определены Г. М. Длусским (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова).

В распределении включений рабочих муравьев в зависимости от веса куска ровенского янтаря был обнаружен ряд закономерностей (Perkovsky, 2009). В частности, специализированные дендробионты, включая *Ctenobethylus goepperti* (Mayr), составляют 54% муравьев в кусках весом нетто не более 1,5 г. и 43% в более крупных кусках (Perkovsky, 2009). В мелком янтаре в сининклюзах с более чем одним рабочим муравьем представлены только дендробионты *Dolichoderus* spp. и *C. goepperti,* тогда как в более крупных янтарях многочисленны сининклюзы с рабочими *Lasius schiefferdeckeri* Mayr, не относящимися к специализированным дендробионтам. Лязиусы составляют 15% рабочих муравьев в самых мелких кусках и 28% в более крупных. Поскольку мелкие куски янтаря, вероятно, образовались не только на стволе и на крупных ветвях янтарного дерева, как крупные куски, но и на тонких ветках, они должны в большей мере отражать состав гильдии специализированных дендробионтов. Поэтому выводы об общем характере фауны муравьев того или иного янтаря могут заметно изменяться в зависимости от того, какая размерная фракция преобладает в изучаемой коллекции. Если на нашем материале подсчитать долю особей, относящихся к «палеарктическим» и «тропическим» родам (см. Dlussky, Rasnitsyn, 2009), то для мелких камней это будет соответственно 21,6% и 9,8% всех муравьев, определенных до подсемейства, для самых крупных — 40,3 и 5,2, а для остальных 33,1% и 9,8%. Это происходит в первую очередь за счет снижения доли лязиусов в мелких кусках янтаря. Доля дендробионтов и стратобионтов в мелких и более крупных кусках также существенно отличается (Perkovsky, 2009).

Поскольку анализ распределения инклюзов по весовым фракциям янтаря представляет собой перспективный инструмент познания древних фаун и условий их существования, естественным показалось проверить, как распределены в ровенских янтарях различного веса другие нелетающие насекомые, связанные с янтарным деревом. Здесь наиболее интересен *Germaraphis* Heie*,* доминантный род тлей в позднеэоценовых янтарях (Heie, 1967; Перковский, 2006), тем более что его встречаемость в репрезентативных выборках ровенского и балтийского янтарей отличается в несколько раз (Perkovsky et al. , 2007).

Э. Вильсон и Б. Хёльльдоблер (Wilson, Hölldobler, 2005) указывали, что хотя связи муравьев и гомоптер общеизвестны, их значимость продолжают недооценивать. Многие из их эволюционных построений, высказанных в указанной выше работе, вызывают обоснованные возражения (Длусский, Расницын, 2007), но представления об эволюционном прорыве, который был достигнут формицинами и долиходеринами благодаря установлению прочных связей с гомоптерами, выглядят вполне убедительными. У формицин и долиходерин независимо появилось строение провентрикулюса, запирание которого осуществляется хитиновыми клапанами (Eisner, 1957). По-видимому, именно эта особенность провентрикулюса, благодаря которой фуражиры за один рейс могут доставить в гнездо большее количество жидкой пищи, обусловило высокую степень связи Formicinae и Dolichoderinae с тлями и другими сосущими насекомыми (Длусский, 1981).

Вопреки ожиданиям, в ровенском янтаре существенные отличия по удельному весу тлей *Germaraphis* были выявлены в составе включений не в самых мелких, а самых крупных кусках. В последних доля *Germaraphis* оказалось лишь в 1,6 раза меньше, чем рабочих муравьев, определенных до подсемейства, тогда

как в двух других весовых классах это соотношение оказалось сходным и равным 3,3–4. Число крупных кусков янтаря с тлями *Germaraphis* в 2,7 раза меньше, чем крупных кусков с рабочими муравьями, в других весовых классах — в 3,8–4,9 раза. Для уточнения полученных результатов были учтены остатки всех муравьев, но соотношение не изменилось — в самых крупных кусках тлей *Germaraphis* оказалось лишь в 1,75 раза меньше, чем рабочих муравьев, в двух других весовых классах — в 3,7–4,2 раза (табл. 1), а число крупных кусков янтаря с *Germaraphis* в 3 раза меньше, чем крупных кусков с рабочими муравьями, в других весовых классах — в 4,1–5 раз (табл. 2).

Таблица 1. Распределение рабочих муравьев и тлей *Germaraphis* в янтарях различных весовых классов
Table 1. Participation of worker ants and *Germaraphis* aphids in the ambers depending on the piece weight class

Подсемейство, род	Весовые классы, г					
	мелкие (≤ 1,5 г)		Средние > 1,5 < 6,5		крупные (≥ 6,5 г)	
	n	%	n	%	n	%
Dolichoderinae	**97**	**61,0**	**141**	**47. 3**	**59**	**39,9**
Dolichoderus	19	12,0	16	5,4	10	6,8
“*Iridomyrmex*”	10	6,3	21	7,1	4	2,8
Ctenobethylus	65	40,9	100	33,6	42	28,4
Formicinae	**48**	**30,2**	**108**	**36,2**	**62**	**41,9**
Lasius	25	15,7	65	21,8	45	30,4
Formica	8	5,0	19	6,4	10	6,8
Prenolepis	4	2,6	11	3,7	2	1,4
Plagiolepis	8	5,0	4	1,4	1	0,7
Gesomyrmex	2	1,3	1	0,4	1	0,7
Camponotus	1	0,6	2	0,7	2	1,4
Myrmicinae	**3**	**1,9**	**15**	**5,0**	**11**	**7,4**
Fallomyrma	1	0,6	3	1,0	1	0,7
другие Myrmicinae	2	1,3	13	4,4	10	6,8
Pseudomyrmecinae	**3**	**1,9**	**3**	**1,0**	**1**	0,7
Ponerinae	**2**	**1,3**	**2**	**0,7**	**1**	0,7
Всего	161		298		148	
Germaraphis	38		82		84	

Таблица 2. Количество янтарей разного веса с включениями рабочих муравьев и тлей *Germaraphis*
Table 2. Number of amber pieces with inclusions of worker ants and *Germaraphis* aphids by the piece weight classes

Подсемейство, род	Весовые классы, г					
	мелкие (≤ 1,5 г)		Средние > 1,5 < 6,5		крупные (≥ 6,5 г)	
	n	%	n	%	n	%
Dolichoderinae	**71**	**55,0**	**113**	**48,7**	**53**	**50,0**
Dolichoderus	10	7,8	11	4,7	10	9,4
“*Iridomyrmex*”	8	6,2	16	6,9	4	3,8
Ctenobethylus	48	37,2	84	36,2	35	33,0
Formicinae	**48**	**37,2**	**93**	**40,1**	**36**	**34,3**
Lasius	25	19,4	54	23,3	21	19,8
Formica	8	6,2	19	8,2	9	8,6
Prenolepis	4	3,1	9	3,9	2	1,9
Plagiolepis	8	6,2	4	1,7	1	1,0
Gesomyrmex	2	1,6	1	0,4	1	1,0
Camponotus	1	0,8	2	0,9	2	1,9
Myrmicinae	**3**	**2,3**	**15**	**6,5**	**10**	**9,4**
Fallomyrma	1	0,8	3	1,3	1	1,0
другие Myrmicinae	2	1,6	12	5,2	9	8,6
Pseudomyrmecinae	**3**	**2,3**	**3**	**1,3**	**1**	**1,0**
Ponerinae	**2**	**1,6**	**2**	**0,9**	**1**	**1,0**
Всего	131		232		106	
Germaraphis	26		57		35	

Определение удельного веса тлей *Germaraphis* по отношению ко всем насекомым, найденным в янтаре (было вычислено только для клесовской гальки, вес которой был известен, добытой в 2002–2008 г., с 7825 включениями насекомых, определимыми до отряда) дало почти такие же отличия — в самых крупных кусках тли *Germaraphis* составляют 2,9% всех насекомых, определенных до отряда, а во всех остальных — 1,5%. В то же время было установлено, что в самых крупных кусках из той же совокупности рабочие муравьи составляют 4,4%, а во всех остальных — 6,2%. Поскольку хорошо известно, что степень влияния муравьев на выживание и процветание мирмекофильных тлей зависит от вида муравьев (Addicott, 1979), был проведен анализ состава клесовских муравьев той же совокупности из янтарей различных весовых классов (табл. 3). В дополнение к выявленному ранее (Perkovsky, 2009), обнаружилось, что в самых крупных кусках янтаря доля рабочих рода *Formica* Linnaeus в 1,9 раза больше, чем во всех остальных клесовских кусках. В самых крупных кусках этой клесовской гальки тлей *Germaraphis* оказалось лишь в 1,5 раза меньше, чем рабочих муравьев, в других весовых классах — в 4,1–4,6 раза, то есть их относительная численность в крупных кусках утраивается (табл. 3).

Характерная особенность тлей рода *Germaraphis* — очень длинный хоботок, по длине превышающий тело. В современной фауне хорошо известен их аналог — длиннохоботные тли рода *Stomaphis* Walker. Все виды стомафисов голоцикличные, в Европе и Азии живут на стволах и корнях различных лиственных деревьев (Blackman, Eastop, 1994) в щелях коры и всегда посещаются муравьями рода *Lasius*, которые переносят яйца, отложенные амфигонными самками тлей, на зимовку в свои гнезда. *Stomaphis graffii* Cholodkovsky на кленах часто живет на уровне почвы или ниже его; *S. radicicola* Hille Ris Lambers — на корнях березы глубоко под землей (Blackman, Eastop, 1994).

Самки самого обычного на Украине представителя рода *Stomaphis quercus* L. откладывают яйца, которые зимуют под присмотром муравьев. Муравьи строят для яиц под землей на коре стволов особые небольшие камеры (Мамонтова,

Таблица 3. Количество обнаруженных тлей рода *Germaraphis* и рабочих муравьевв кусках янтаря из Клесова различных весовых классов, добытых в 2002–2008 г.

Table 3. Number of worker ants and *Germaraphis* aphids in amber of different piece weight classes mined in Klesov, 2002–2008.

Подсемейство, род	Весовые классы, г					
	мелкие (≤ 1,5 г)		Средние > 1,5 < 6,5		крупные (≥ 6,5 г)	
	n	%	n	%	n	%
Dolichoderinae	**87**	**61,7**	**111**	**50,2**	**37**	**38,1**
Dolichoderus	13	9,2	9	4,1	5	5,2
“*Iridomyrmex*”	10	7,1	18	8,2	4	4,1
Ctenobethylus	61	43,3	81	36,7	27	27,8
Formicinae	**41**	**29,1**	**79**	**35,8**	**43**	**44,3**
Lasius	21	14,9	52	23,5	30	30,9
Formica	7	5,0	13	5,9	10	10,3
Prenolepis	4	2,9	9	4,1	1	1,0
Plagiolepis	7	5,0	2	0,9	0	0
Gesomyrmex	2	1,4	1	0,4	1	1,0
Camponotus	0	0	0	0	1	1,0
Myrmicinae	**3**	**2,1**	**9**	**4,1**	**8**	**8,3**
Fallomyrma	1	0,6	3	1,3	1	1,0
другие Myrmicinae	2	1,4	6	2,7	7	7,2
Pseudomyrmecinae	**3**	**2,1**	**2**	**0,9**	**0**	0
Ponerinae	**2**	**1,4**	**1**	**0,4**	**1**	1,0
Всего	141		221		97	
Germaraphis	31		54		63	

1972). Муравьи время от времени облизывают яйца, видимо, для уничтожения гифов и спор грибов. Если муравьев устранить, яйца очень быстро ссыхаются или плесневеют, и весной из них выходит значительно меньше личинок-основательниц (Pontin, 1960 по: Мамонтова, 1972). На стволах *Stomaphis* живет в щелях под корой на высоте не более 1—2 м (Мамонтова, 1972; Журавлев, личн. сообщ.).

Зафиксированы также трофические связи *Stomaphis longirostris* F. с долиходериной *Liometopum microcephalum* Panzer, по-видимому, являвшейся экологическим аналогом *Ctenobethylus goepperti* (Mayr). Весной рабочие «выгоняют» тлей из постоянных гнезд и распределяют по 5—12 особей в трещинах коры (Макаревич, 2003). Совместно с *L. microcephalum* обитают *Lasius brunneus* Latreille; по мнению О. М. Макаревич (2003), напряженность отношений между ними, вероятно, смягчается тем, что они живут в разных стациях: *Liometopum microcephalum* — в живых деревьях, *L. brunneus* — в пнях и поваленных деревьях; *L. brunneus* питаются преимущественно медвяной росой, а *Liometopum* наряду с медвяной росой широко использует белковую пищу.

Наконец, особые виды *Stomaphis* обнаружены также и на хвойных — на кипарисах в Кении, Франции, Италии и Абхазии (Мамонтова, 1982; Blackman, Eastop, 1994) и на сосне густоцветковой (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc.) в Японии.

Из 23 экз. *Germaraphis*, обнаруженных в кусках с определенными до рода ровенскими муравьями, 60, 9% захоронены совместно с лязиусами, так же как и 60% *Germaraphis* в биттерфельдских сининклюзах с муравьями из коллекции Кучера (Перковский, 2006). Единственный вид *Germaraphis*, обнаруженный нами в сининклюзах с биттерфельдскими формицинами и долиходеринами — доминантный вид *G. dryoides*. Две тли того же вида выявлены нами в сининклюзе с рабочим *Ctenobethylus goepperti* (№ K—1631) в необработанном куске янтаря весом 4,6 г из Клесова. Однако до последнего времени *G. dryoides* не был обнаружен в ровенском янтаре в сининклюзах с лязиусами, в которых были отмечены другие виды тлей — *G. oblonga* Heie и *G. ungulata* Heie. Кроме опубликованных ранее ровенских сининклюзов лязиусов с *G. oblonga* Heie и *G. ungulata* (Перковский, 2007; Perkovsky, 2008), нами был исследован еще один крупный камень из Клесова с рабочим *Lasius schiefferdeckeri* и 3 тлями *G. baltica* Heie. Лишь в 2009 г., когда состав коллекции Института зоологии превысил 22 000 включений (в том числе более 800 муравьев), был обнаружен первый сининклюз лязиуса и *G. dryoides* в ровенском янтаре (№ K—6516, K—6517). Этот кусок янтаря из Клесова имел вес 1,7 г (после первичной обработки) — на границе самого мелкого и среднего весовых классов. В том же куске были найдены экзувий мелкой личинки тли с длинным хоботком и антенна еще одного муравья, что говорит в пользу неслучайности совместной находки тлей и лязиуса в этом сининклюзе. Необходимо отметить, что биттерфельдские сининклюзы муравьев и тлей также происходили из кусков янтаря небольшого веса.

Самих янтарных лязиусов недавно указывали как «классических герпетобионтов» (Длусский, Расницын, 2007), однако находки личинок и куколок лязиусов в янтаре, как и их многочисленность, по мнению Г. М. Длусского (личн. сообщ.), противоречат их отнесению к герпетобионтам. При этом известно, что натеки смолы могут достигать основания ствола и покрывать землю вместе с находящимися там организмами; нередко описывается также подземное выделение смолы корнями (Жерихин и др., 2008). Предполагается, что рабочие муравьи-обитатели почвы могли накрываться упавшей каплей смолы и даже захораниваться целыми цепочками (Жерихин и др., 2008).

Из полученных нами результатов можно заключить, что *Lasius schiefferdeckeri*, второй по массовости вид муравьев в ровенском янтаре, явно был сильнее

связан с нижней, в первую очередь, прикомлевой частью ствола (Perkovsky, 2009). В более крупных камнях обнаружены многочисленные сининклюзы *L. schiefferdeckeri*, причем сининклюзы с личинками и куколками выявлены только в кусках с начальным весом более 10 г, а в более мелких янтарях их нет (Перковский, 2007; Perkovsky, 2008). В одном из кусков весом 38,5 г обнаружены не только рабочие и личинки *L. schiefferdeckeri,* но и многочисленные тли *G. (Balticorostrum) oblonga* Heie (Перковский, 2007).

С численностью рабочих *L. schiefferdeckeri* коррелирует встречаемость *Germaraphis* в мелких и крупных кусках (в самых мелких кусках их в 1,5 раза больше, чем рабочих *L. schiefferdeckeri*, а в самых крупных — в 1,65 раза больше, с учетом куколок лязиусов — в те же 1,5 раза) (табл. 1). Несколько иное соотношение *L. schiefferdeckeri* и *Germaraphis* в кусках «средней» весовой категории (1 : 1,3) может быть связано с тем, что в ней куски с тлями из прикомлевой части ствола могут составлять заметно меньшую долю, а выше по стволу пасти тлей могли в бóльшей мере другие муравьи. Так, к «средней» весовой категории принадлежит один из двух сининклюзов гермарафисов с мирмициной и единственный сининклюз известного веса (K—1631) ктенобетилюса с гермарафисом, не содержащий других муравьев (и единственный в ровенском янтаре сининклюз этого муравья с несомненным *G. dryoides*). Влияние на численность *Germaraphis* в крупных кусках могло оказать и существенное увеличение в крупных кусках удельного веса муравьев рода *Formica*, симбиоз которых с муравьями хорошо известен (табл. 3). Всего из 11 ровенских сининклюзов *Germaraphis* с определенными до рода муравьями 7 (63,6%) — это сининклюзы с лязиусами или формиками, в то время как сами по себе эти муравьи найдены менее чем в четверти всех янтарей с рабочими муравьями.

В мелких камнях с ктенобетилюсами, состав которых приведен в таблице 3, один из четырех камней содержит более одного муравья, тогда как в крупных — только каждый восьмой. При этом два из трех таких камней очень крупные (более 30 г после первичной обработки), и в одном из них, кроме пары ктенобетилюсов, обнаружен также рабочий *F. flori* Mayr и мелкая личинка *Germaraphis* — по-видимому, *G. ungulata*, а в третьем таком куске в качестве сининклюза выявлен рабочий лязиус. С лязиусами и формиками ситуация иная — каждый четвертый из крупных камней с лязиусами и каждый третий с формиками содержит рабочих муравьев (у первых в одном случае — ктенобетилюсов, в остальных — лязиусов, у формик — равное количество сининклюзов с формиками, ктенобетилюсами и *I. geinitzi*). В мелких камнях с лязиусами и формиками совместные включения рабочих муравьев не обнаружены. Все камни с лязиусами, в которых найдены сининклюзы, не тяжелее 9 г (после первичной обработки).

Половина ровенских кусков с сининклюзами тлей и определенных до рода муравьев относятся к самому крупному весовому классу; в целом 13,7% тлей из крупных кусков обнаружены в сининклюзах с муравьями (14,7% крупных кусков с тлями); один из этих кусков был подробно описан нами ранее (Перковский, 2007). Для «среднего» весового класса находки в сининклюзах с муравьями известны для 16% *Germaraphis* (13% «средних» кусков). Шесть тлей *Germaraphis* (8% тлей из «средних» кусков) и четыре *Lasius schiefferdeckeri* были найдены в янтаре весом 4,5 г (после первичной обработки), подробно описанном нами ранее (Perkovsky, 2008). В сининклюзах с *Germaraphis* найдены 6% муравьев «крупных» кусков и 3% муравьев «средних».

Если в балтийском янтаре *G. dryoides* — единственная тля, обнаруженная в сининклюзах как с долиходеринами, так и с формицинами (включая лязиусов), то в ровенском янтарном лесу *G. dryoides* выпасали, по-видимому, рабочие

C. goepperti, а *L. schiefferdeckeri*пасли главным образом тлей из других видов этого рода. Мы предполагаем, что *L. schiefferdeckeri* (и, возможно, виды рода *Formica*) в ровенском лесу пасли эти виды тлей на комлевой части ствола и корневой шейке. Янтарь с подземной части ствола очень сильно загрязнен, что не благоприятствует находкам обитающих на подземной части ствола тлей. Значительное уменьшение числа находок открыто живущих гермарафисов могло быть связано с тем, что климат ровенского янтарного леса была значительно суше, чем балтийского. Во всяком случае, в очень влажной Абхазии стомафисы на кипарисах подымались почти до самой верхушки (Мамонтова, 1982), что в других регионах не отмечалось (Мамонтова, 1972). Возможно, не случайно три из четырех ровенских сининклюзов муравьев с *G. dryoides* (исключение — сининклюз с лязиусом) содержат также хирономид, а из остальных шести сининклюзов хирономид содержат только два — крупные сининклюзы с *G. baltica* и *G. oblonga*. В целом почти треть ровенских кусков янтаря с *Germaraphis* (с 46% экземпляров *Germaraphis*), вес которых был известен, содержат также хирономид. Обилие хирономид — показатель влажности климата, и большая доля их в сининклюзах с *G. dryoides* указывает на большую влажность обстановки. Почти в трети кусков с тлями найдены хирономиды и в репрезентативной коллекции балтийского янтаря, исследованной Е. Сонтаг (Sontag, 2003); число кусков с гермарафисами в коллекции Сонтаг неизвестно, но гермарафисы — явные домининанты в балтийском янтаре. Видовой состав гермарафисов в сининклюзах известен к настоящему времени лишь из десятка ровенских и десятка саксонских кусков янтаря, так что это заключение носит сугубо предварительный характер.

Таким образом, учет размера кусков янтаря с инклюзами муравьев и тлей позволяет выявить более глубокую дифференциацию структуры древних сообществ. Наши данные показывают, что организация симбиотических отношений тлей и муравьев в ровенском и балтийском янтарном лесу заметно различалась. В обоих случаях выделяются трофобиотические связи муравьев подсемейств Formicinae и Dolichoderinae, прежде всего соответствующих доминантов *Lasius schiefferdeckeri* и *Ctenobethylus goepperti*, с длиннохоботными тлями рода *Germaraphis*. В балтийском янтаре прослеживается ассоциация обоих доминирующих видов муравьев с единственным доминантом среди тлей *G. dryoides*, аналогичные данные по другим балтийским гермарафисам пока фактически отсутствуют. В ровенском янтаре *L. schiefferdeckeri* обычно ассоциирует с тремя другими видами *Germaraphis* преимущественно внизу, на комлевой части ствола и, возможно, на толстых ветвях, а *C. goepperti* с *G. dryoides* — главным образом выше комлевой части ствола (возможно — по всей его высоте).

Длусский Г. М. Муравьи пустынь. — М. : Наука, 1981. — 230 с.

Длусский Г. М., Расницын А. П. Палеонтологическая летопись и этапы эволюции муравьев // Успехи современной биологии. — 2007. — **127**, № 2. —С. 118–134.

Жерихин В. В., Пономаренко А. Г., Расницын А. П. Введение в палеоэнтомологию. —М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2008. — 371 с.

Макаревич О. Н. Liometopum microcephalum (Hymenoptera, Formicidae) у Нижньому Придніпров'ї // Вестн. зоологии. — 2003. — **37**, № 4. — С. 51–56.

Мамонтова В. А. Попелиці-ляхніди. — К. : Наук. думка, 1972. — 229 с. — (Фауна України; Т. 20, вип. 7).

Мамонтова В. А. О фауне тлей (Homoptera, Aphidoidea) Кавказа. Сообщение 1 // Вестн. зоологии. — 1982. — **41**, № 2. — С. 34–41.

Перковский Е. Э. Встречаемость сининклюзов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и тлей (Homoptera, Aphidinea) в саксонском и ровенском янтарях // Палеонтол. журн. — 2006. — № 2. — С. 72–74.

Перковский Е. Э. Сининклюзы муравьев Lasius schiefferdeckeri (Hymenoptera, Formicidae) и тлей рода Germaraphis (Homoptera, Aphidinea) в ровенском и саксонском янтаре // Вестн. зоологии. — 2007. — **41**, № 2. — С. 181–185.

Addicott J. F. A multispecies aphid-ant association density dependence and species-specific effects // Can. J. Zool. — 1979. — **57**. — P. 558–569.
Blackman R. L., Eastop V. F. Aphids on the world's trees An Identification and Information Guide. — Wallingford : CAB International in association with The Natural History Museum, 1994. — 987 p., 16 pl.
Dlussky G. M., Rasnitsyn A. P. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Europe // Paleontological Journal. — 2009. — **43** (9). — P. 1024–1042.
Eisner T. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae) // Bull. Mus. Comp. Zool. — 1957. — **116**. — P. 429–490.
Heie O. E. Studies on fossil aphids (Homoptera: Aphidoidea), especially in Copenhagen collection of fossil in Baltic amber // Spolia Zool. Mus. Haunensis. — 1967. —**26**. — 274 p.
Perkovsky E. E. First occurrence of syninclusion of ants Lasius schiefferdeckeri Mayr (Hymenoptera, Formicidae) and aphids Germaraphis ungulata Heie (Homoptera, Aphidinea) in amber (Klesov) // Russian entomological Journal. — 2008. — **17** (2). — P. 207–208.
Perkovsky E. E. Comparison of ant (Hymenoptera, Formicidae) composition in weight fractions of the Rovno amber // Paleontological Journal. — 2009. — **43** (9). — P. 1087–1091.
Perkovsky E. E, Rasnitsyn A. P., Vlaskin A. P., Taraschuk M. V. A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // African Invertebrates. — 2007. — **48**(1). P. 229–245.
Sontag E. Animal inclusions in a sample of unselected Baltic amber // Acta zool. Cracoviensia. — 2003. — 46 (suppl. : Fossil insects). — P. 431–440.
Wilson E. O., Hölldobler B. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. — 2005. — **102** (21). — P. 7411–7414.